

МЕЖРОДОВЫЕ И ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ХАРАКТЕРЕ ПЕРЕВАРИВАНИЯ КРОВИ МОСКИТАМИ РОДОВ PHLEBOTOMUS И SERGENTOMYIA

М. В. Стрелкова

Институт медицинской паразитологии и тропической медицины
им. Е. И. Марциновского Минздрава СССР, Москва

Проведены наблюдения по скорости разрушения эритроцитов крови большой песчанки (*Rhombomys opimus*) и каспийского голопалого геккона (*Gymnodactylus caspius*) у mosкитов *Phlebotomus papatasi*, *Ph. mongolensis*, *Ph. sergenti*, *Sergentomyia arpaklensis*, *S. grekovi* при температуре воздуха 23—25° и относительной влажности 62—68%.

В результате наблюдений установлено, что имеются существенные различия в скорости переваривания крови, скорости разрушения эритроцитов, в характере пищевого комка на протяжении процесса переваривания у mosкитов рода *Phlebotomus* и рода *Sergentomyia*. Различий по тем же показателям между видами внутри каждого рода практически нет.

Кроме того, начиная с конца II стадии пищеварения, отмечены существенные индивидуальные отличия в скорости разрушения эритроцитов между особями, относящимися к одному и тому же виду.

В настоящее время на основании прямых наблюдений доказана способность передавать *Leishmania tropica major* только для *Phlebotomus papatasi* и *Ph. causicus* (Крюкова, 1941; Елисеев и Стрелкова, 1970) и можно считать практически доказанным отсутствие таких специфических способностей у *Sergentomyia arpaklensis*. Наши наблюдения за двумя доказанными переносчиками, *Ph. papatasi* и *Ph. causicus* позволяют утверждать, что по многим показателям эти виды очень сходны. Сходство наблюдалось в интенсивности нападения на больших песчанок, в доле заражающихся особей при кормлении на больных зверьках и т. д. В то же время эти два вида по тем же показателям резко отличались от *S. arpaklensis*.

Естественно предположить, что разные виды mosкитов могут служить переносчиками одного и того же вида паразита при определенном сходстве в поведении, внутренней среды и т. д. В связи с этим возникла мысль, нельзя ли ряд отдельных, но легко регистрируемых характеристик доказанных переносчиков (и соответственно доказанных непереносчиков) принять за эталоны и степень близости к свойствам эталонов аналогичных характеристик других менее изученных видов считать критерием оценки способности их к передаче. Для оценки возможности применения такого критерия необходимо накопление самых разнообразных сведений о сходстве и различии между переносчиками и непереносчиками и другими mosкитами, роль которых пока еще неясна.

Изучая пищевые предпочтения mosкитов, мы столкнулись с некоторыми трудностями использования критерия морфологического различия крови млекопитающих и ящериц при определении источника кровососания mosкитов. В значительной части мазков, приготовленных из содержимого желудков по истечении суток после кровососания, невозможно было найти ни одного целого эритроцита. Обращало на себя вни-

мание, что такие мазки чаще всего были изготовлены из содержимого желудков *S. arpaklensis*. В связи с этим мы решили провести наблюдения по скорости разрушения эритроцитов крови в пищеварительном тракте у разных видов moskitov.

Особенности пищеварения у кровососущих членистоногих во многом определяют дальнейшую судьбу возбудителя, попавшего вместе с кровью хозяина в организм членистоногого. Такие исследования проведены по комарам, клещам, блохам и другим членистоногим переносчикам трансмиссивных инфекций (de Buck et al., 1932; Балашов, 1967; Ващенко и Солина, 1969, и др.). В то же время подобных сведений о москитах нет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Москитов *Ph. papatasi*, *Ph. mongolensis*, *Ph. sergenti*, *S. arpaklensis* и *S. grekovi*, выловленных из нор больших песчанок, кормили на большой песчанке (*Rhombomys opimus* Licht.) и каспийским голопалом гекконе (*Gymnodactylus caspius* Eichw.). Самок, получивших полную порцию крови, для переваривания отсаживали в банки и содержали при температуре 23—25° и относительной влажности воздуха 62—68%. Москитов вскрывали на разных стадиях пищеварения, а из содержимого желудков делали мазки. Таким образом, мазки делали в начале II стадии пищеварения (через час после кровососания) и в конце каждой из последующих

Т а б л и ц а 1
Продолжительность стадий пищеварения у москитов разных видов, кровососавших на большой песчанке или гекконе
(температура 23—25°, относительная влажность воздуха 62—68%)

Виды москитов	Виды прокормителей	Число исследованных самок	Продолжительность стадий пищеварения (в час.)					Всего часов на пищеварение
			2-я	3-я	4-я	5-я	6-я	
<i>Ph. papatasi</i>	Большая песчанка	5	6—9	25—27	19—24	15—18	23—37	91—110
<i>Ph. mongolensis</i>	Геккон	5	7—9	27—31	18	16—17	26—37	94—112
	Большая песчанка	2	6—8	25—27	19—22	16—18	26—41	94—114
<i>Ph. sergenti</i>	Большая песчанка	1	6	28	22	12	40	108
<i>S. anpaklensis</i>	Большая песчанка	5	5—7	19	22—24	14—20	20—24	86—88
	Геккон	5	4—5	20	24—26	20—21	20—27	88—100

стадий пищеварения (со II и VI включительно). Ориентировочное представление о продолжительности каждой стадии могут дать наши, к сожалению, незначительные наблюдения, представленные в табл. 1. Для приготовления мазка содержимое желудка смешивали с одной каплей физиологического раствора и размазывали по стеклу в окружности диаметром 5—6 мм. При таком способе изготовления мазков эритроциты из содержимого желудка равномерно, в один слой покрывали поверхность стекла. Мазки фиксировали метиловым спиртом, окрашивали по Романовскому и просматривали под микроскопом при увеличении 7×90, подсчитывая число целых эритроцитов в 5, случайно подобранных полях зрения. Среднее число эритроцитов на 1 поле зрения микроскопа в мазках, сделанных через час после кровососания, было принято нами за исходное, с которым сравнивали результаты подсчета эритроцитов на последующих стадиях пищеварения. Всего вскрыто самок, приготовлено и просмотрено 1939 мазков от 5 видов москитов.

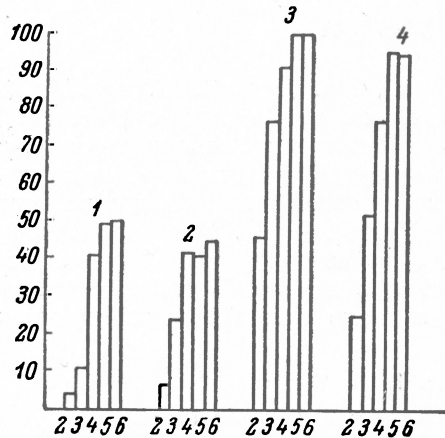
РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Вскрытие самок через час после кровососания показало, что независимо от видовой принадлежности прокормителей в пищеварительный тракт всех видов moskitov поступала негемолизированная кровь с эритроцитами нормальной формы без видимых повреждений. Случаи поступления в желудок только лимфы нами не отмечены.

Анализ полученного материала показал, что между москитами родов *Phlebotomus* и *Sergentomyia* имеются существенные различия в скорости переваривания крови, скорости разрушения эритроцитов и в характере пищевого комка на протяжении процесса переваривания. Различий по

тем же показателям между видами внутри каждого рода практически нет.

У москитов *Ph. papatasi*, *Ph. mongolensis*, *Ph. sergenti* наибольшее количество эритроцитов (81—88%) разрушалось к концу III стадии пищеварения, т. е. в течение полутора суток от момента кровососания. В дальнейшем разрушение эритроцитов шло менее интенсивно, но небольшое число целых эритроцитов у москитов этих видов встречалось вплоть до VI стадии пищеварения (табл. 2); при этом в 50—70%, взятых на последних стадиях пищеварения, встречались единичные целые эритроциты (см. рисунок). У этих видов москитов различий в скорости разрушения эритроцитов крови большой песчанки и геккона мы не отметили. Кровь в желудках *Ph. papatasi*, *Ph. mongolensis* и *Ph. sergenti* на протяжении всего периода переваривания оставалась жидкой и



Изменение доли москитов с полностью гемолизированной кровью в зависимости от стадий пищеварения.

1 — кровь большой песчанки у *Ph. papatasi*; 2 — кровь геккона у *Ph. papatasi*; 3 — кровь большой песчанки у *S. arpaklensis*; 4 — кровь геккона у *S. arpaklensis*. По оси абсцисс — стадии пищеварения; по оси ординат — процент москитов с полностью гемолизированной кровью.

легко растекалась по стеклу при изготовлении мазка.

У *S. arpaklensis* и *S. grekovi* разрушение эритроцитов шло настолько интенсивно, что уже к концу второй стадии пищеварения, т. е. в течение первых 5—7 часов после кровососания разрушалось до 85—88% всех эритроцитов, и в мазках можно было обнаружить лишь единичные целые эритроциты (табл. 2), причем уже на III стадии пищеварения более чем в половине мазков нельзя было найти ни одного целого эритроцита, а к V стадии процент таких мазков приближался к 100 (см. рисунок). Эритроциты крови большой песчанки у *S. arpaklensis* и *S. grekovi* разрушались несколько быстрее, чем эритроциты геккона (табл. 2). Пищевой комок у этих москитов вскоре после кровососания становился плотным и ломким, что затрудняло изготовление мазка.

Наряду с достаточно четко выраженными различиями в характере переваривания крови представителями двух вышеупомянутых родов и отсутствием таковых между видами в пределах одного рода в проведенных опытах наблюдались довольно существенные индивидуальные отличия в скорости разрушения эритроцитов между особями, относящимися к одному и тому же виду. Начиная с конца II стадии пищеварения, значительное варьирование целых эритроцитов в содержимом желудка характерно для всех видов москитов. Так, несмотря на одинаковые условия содержания москитов, у 50% самок *Ph. papatasi* целые эритроциты обнаруживали на 4—5-е сутки после принятия крови, и в то же время у 4% особей этого вида эритроциты полностью разрушались уже через 6—9 часов. Наличие среди особей одного вида индивидуальных

Т а б л и ц а 2

Ход разрушения эритроцитов большой песчанки и геккона в желудочно-кишечном тракте москитов
(по данным подсчета целых эритроцитов в 5 случайно подобранных полях зрения в каждом мазке при увеличении микроскопа 7×90)

Прокорми- тели	Виды москитов	Стадии пищеварения	Число иссле- дованных москитов	Среднее число эрит- роцитов на 1 поле зрения микроскопа и стандартная ошибка	Количество целых эритроцитов (в %) от их числа в начале II стадии пищеварения	Коэффициент вариации резуль- татов подсчета эритроцитов	Результаты дисперсионного ана- лиза вариаций в подсчетах эритроцитов	
							доля влияния на общее разно- образие	
							различий между полями зрения	индивидуальных различий между москитами
Большая песчанка	<i>Ph. papatasi</i>	Начало II	100	401.3±1.5	100.0	0.09	0.26''	0.74''
		Конец II	95	158.4±4.6	39.5	0.63	0.01''	0.99''
		» III	98	69.2±2.5	15.5	0.80	0.01''	0.99''
		» IV	91	8.8±0.7	2.2	1.57	0.13''	0.87''
		» V	93	5.4±0.4	1.3	1.50	0.16''	0.84''
		» VI	100	2.8±0.2	0.7	1.54	0.15''	0.85''
	<i>Ph. mongolensis</i>	Начало II	17	401.6±4.4	100.0	0.10	0.61''	0.39''
		Конец II	17	155.2±11.5	38.6	0.68	0.07''	0.93''
		» III	17	68.9±6.3	17.2	0.84	0.01''	0.99''
		» IV	15	7.9±1.1	1.9	1.25	0.03''	0.97''
		» V	16	5.4±0.7	1.3	1.11	0.06''	0.94''
		» VI	16	3.4±0.4	0.8	1.09	0.01''	0.99''
	<i>Ph. sergenti</i>	Начало II	13	405.1±2.1	100.0	0.04	0.03''	0.97''
		Конец II	13	89.4±9.3	22.0	0.83	0.06''	0.94''
		» III	8	79.3±9.1	19.6	0.71	0.01''	0.99''
		» IV	12	7.6±1.2	1.9	1.11	0.04''	0.96''
		» V	13	3.8±0.6	0.9	1.28	0.05''	0.95''
		» VI	10	3.0±0.7	0.7	1.62	0.01''	0.99''
	<i>S. arpaklensis</i>	Начало II	54	394.2±2.1	100.0	0.09	0.05''	0.95''
		Конец II	54	54.5±4.8	13.8	1.48	0.06''	0.94''
		» III	54	4.5±0.7	1.1	2.40	0.04''	0.96''
		» IV	54	1.4±0.2	0.4	2.67	0.06''	0.94''
		» V	54	0.0±0.1	0.0	—	—	—
		» VI	54	0.0±0.1	0.0	—	—	—

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Прокорми- тели	Виды москитов	Стадии пищеварения	Число иссле- дованных москитов	Среднее число эрит- роцитов на 1 поле зрения микроскопа и стандартная ошибка	Количество целых эритроцитов (в %) от их числа в начале II стадии пищева- рения	Коэффициент вариации резуль- татов подсчета эритроцитов	Результаты дисперсионного ана- лиза вариаций в подсчетах эритроцитов	
							доля влияния на общее разно- образие	
							различий между полями зрения	индивидуальных различий между москитами
Геккон	<i>Ph. papatasi</i>	Начало II	63	65.6 ± 0.9	100.0	0.25	0.03''	0.97''
		Конец II	55	16.5 ± 0.8	24.9	0.75	0.02''	0.98''
		» III	50	8.3 ± 0.5	12.5	0.87	0.04''	0.96''
		» IV	58	5.2 ± 0.4	7.9	0.97	0.04''	0.96''
		» V	51	3.9 ± 0.3	5.9	1.24	0.04''	0.96''
		» VI	63	2.3 ± 0.2	3.5	0.52	0.07''	0.93''
	<i>Ph. sergenti</i>	Начало II	16	60.6 ± 1.5	100.0	0.22	0.06''	0.94''
		Конец II	12	13.4 ± 1.3	22.1	0.75	0.05''	0.95''
		» III	14	8.7 ± 0.9	14.4	0.87	0.04''	0.94''
		» IV	16	3.3 ± 0.4	5.4	0.97	0.20''	0.80''
		» V	14	3.0 ± 0.5	4.9	1.24	0.08''	0.92''
		» VI	10	2.2 ± 0.1	3.6	0.52	0.02''	0.98''
	<i>S. arpaklensis</i>	Начало II	68	63.5 ± 1.0	100.0	0.28	0.03''	0.97''
		Конец II	62	9.3 ± 0.6	14.6	1.22	0.05''	0.95''
		» III	60	3.2 ± 0.2	5.0	1.14	0.08''	0.92''
		» IV	53	1.4 ± 0.2	2.2	2.55	0.08''	0.92''
		» V	56	0.2 ± 0.1	0.3	3.68	0.06''	0.94''
		» VI	62	0.0 ± 0.1	0.0	—	—	—
	<i>S. grekovi</i>	Начало II	18	61.2 ± 1.5	100.0	0.23	0.03''	0.97''
		Конец II	15	7.1 ± 1.2	11.6	1.44	0.03''	0.97''
		» III	15	0.7 ± 0.2	1.1	2.13	0.07''	0.93''
		» IV	8	0.0 ± 0.2	0.0	—	—	—
		» V	16	0.3 ± 0.1	0.5	2.70	0.04''	0.96''
		» VI	16	0.0 ± 0.1	0.0	—	—	—

П р и м е ч а н и е. «Достоверность» по критерию Фишера превышает вероятность 0.999.

вариаций в характере переваривания крови ранее не отмечалось для москитов, а поэтому требует более детального количественного (статистического) описания и анализа. Не исключена возможность, что обнаружение этого явления поможет пониманию причин вариации во взаимоотношениях лейшманий с представителями одного и того же вида москитов.

Методы статистического описания позволяют дать сравнимую характеристику вариаций в результатах подсчета при помощи коэффициента вариации, т. е. отношения среднеквадратичного отклонения к средней ($V = \sigma/x$). Общее разнообразие в результатах подсчета эритроцитов может быть следствием двух факторов: различий в количестве подсчитанных эритроцитов по отдельным полям зрения в пределах каждого мазка и различий между мазками. Методы дисперсионного анализа позволяют оценить степень влияния на общее разнообразие подсчетов каждого из этих двух факторов и тем самым более четко определить размеры индивидуальных вариаций (табл. 2).

Для всех видов москитов независимо от их прокормителей наименьшая вариация отмечается при подсчете эритроцитов через час после кровососания. В это время подсчет по существу характеризует достаточно стабильную концентрацию эритроцитов в свежей, практически не подвергнувшейся перевариванию крови. На этой стадии как для мазков крови больших песчанок, так и гекконов, взятых от разных видов москитов, показатели среднего количества эритроцитов на одно поле зрения очень близки друг к другу. Для этого же времени характерны относительно маленькая величина стандартной ошибки средней и наименьшие размеры коэффициента вариации. Малая вариация результатов измерения, незначительное влияние на это явление различий в подсчетах между отдельными полями зрения в пределах каждого мазка позволяют считать, что неподдающиеся контролю различия в технике изготовления мазка, ошибки экспериментатора при подсчетах эритроцитов оказывали лишь небольшое влияние на общее разнообразие регистрируемых показателей, что говорит о достаточно большой стандартности изготовления мазков.

Картина меняется уже к концу II стадии пищеварения. Резко (в 3—5 раз) возрастает вариация результатов подсчета, причем разброс показателей увеличивается и к последующим стадиям пищеварения при стандартности методов изготовления мазков. Увеличение вариации можно в значительной мере отнести за счет роста различий в характере переваривания крови между отдельными москитами. Для всех видов москитов доля разнообразия, определяемая влиянием данного фактора (сила влияния по Плохинскому, 1970) на общее разнообразие результатов подсчета эритроцитов, составляет, как правило, больше 90%. Достоверность этого показателя (по критерию Фишера) везде превышает вероятность 0.999.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Мы не имели возможности провести специальные физиологические и биохимические исследования по перевариванию крови у москитов. Однако даже имеющиеся данные говорят о резко выраженных различиях в характере переваривания крови у москитов рода *Phlebotomus* и рода *Sergentomyia*, и в то же время об отсутствии существенных различий между видами внутри рода (естественно, этот вывод можно сделать пока только по отношению к вышеупомянутым видам).

Сейчас можно сделать лишь некоторые предположения, касающиеся возможных причин отличий в характере переваривания крови москитами сравниваемых родов.

Известно, что во время кровососания и переваривания крови из тела насекомых и клещей происходит интенсивное выведение воды. По-видимому, этот процесс у более мелких по размерам москитов *Sergentomyia* идет более интенсивно, чем у москитов *Phlebotomus* о чем косвенно можно судить по состоянию пищевого комка (жидкий до конца пище-

варения у mosкитов *Phlebotomus* и ломкий, плотный у mosкитов *Sergentomyia*). Преимущественное питание *Sergentomyia* на рептилиях, возможно, выработало у этих mosкитов реакции, направленные на разрушение ядерных эритроцитов, которые, по данным Гительсона и Терскова (1969), более стойки к гемолизу, чем безъядерные эритроциты.

Что касается наблюдаемых индивидуальных различий в характере переваривания крови у особей одного вида, то здесь еще больше неясного. Следует отметить, что в опытах были mosкиты, выловленные в природных условиях из нор грызунов; поэтому неизвестны их абсолютный возраст, а также степень разнообразия абиотических условий, в которых они находились до опыта. Можно лишь отметить, что индивидуальные отличия были как у mosкитов, ранее никогда не питавшихся кровью, так и у mosкитов, находившихся на повторном гонотрофическом цикле.

Само наличие или отсутствие целых эритроцитов в желудочно-кишечном тракте mosкитов не является обязательным условием для сохранения и размножения лейшманий. Лейшмании сохраняются у mosкитов и после полного переваривания крови, размножение лейшманий в mosкитах наблюдается и при кормлении последних средой, не содержащей эритроцитов (Алексеев и Сафьянова, 1968). Вместе с тем наблюдавшиеся различия в характере переваривания крови могут служить индикатором существенных отличий внутренней среды mosкитов *Phlebotomus* и *Sergentomyia*. Однако следует сказать, что пока невозможно дать четкую оценку наблюдавшихся различий в характере переваривания крови как критерия для суждения: можно ли относить mosкита того или иного вида к переносчикам или нет. В этом направлении пока сделаны первые шаги и требуется дальнейшее накопление материалов.

Л и т е р а т у р а

- Алексеев А. Н. и Сафьянова В. М. 1968. Наблюдение за питанием mosкитов (Diptera, Phlebotominae) при условии принудительного кормления культурами лептомонад. Зоол. журн., 1 : 91—98.
- Балашов Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л.: 161—167.
- Ващенко В. С. и Солина Л. Т. 1969. О пищеварении блох *Xenopsylla cheopis* Roths. (Aphaniptera, Pulicidae). Паразитол., 3 (5) : 451—460.
- Гительсон И. И. и Терсков И. А. 1959. Эритрограммы как метод клинического исследования крови. Изд. СО АН СССР, Красноярск : 1—247.
- Елисеев Л. Н. и Стрелкова М. В. 1970. Оценка способности mosкитов (Phlebotomidae) к передаче *Leishmania tropica major* среди больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.). Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 3 : 284—293.
- Крюкова А. П. 1941. Экспериментальный кожный лейшманиоз диких грызунов Туркмении. В кн.: Проблемы кожного лейшманиоза, Туркмениздат : 241—248.
- Плохинский Н. А. 1970. Биометрия. Изд. Московск. унив.
- de Buck A., Schoute E. and Swellengrebel N. H. 1932. Further investigations on the racial differentiation of *Anopheles maculipennis* in the Netherlands and its bearing on malaria. Rivista di Malariologia, 11 (2) : 137—156.

INTERGENERIC AND INDIVIDUAL DIFFERENCES IN BLOOD DIGESTION BETWEEN THE PHLEBOTOMUS AND SERGENTOMYIA SAND FLIES

M. V. Strelkova

S U M M A R Y

Observations were carried out on the destruction rate of blood erythrocytes of *Rhombomys opimus* Licht. and *Gymnodactylus caspius* Eichw. in the sand flies *Phlebotomus papatasi*, *Ph. mongolensis*, *Ph. sergenti*, *Sergentomyia arpaklensis* and *S. grekovi* at a temperature of 23 to 25° and a relative air humidity of 62 to 68%.

It was established that in the *Phlebotomus* the destruction of blood erythrocytes both of *Rhombomys opimus* Licht. and *Gymnodactylus caspius* Eichw. proceeds considerably slower than in the *Sergentomyia*. Besides, beginning from the end of the 2-nd stage digestion considerable differences were noted in the erythrocytes destruction rate between individuals belonging to the same species. These differences are especially distinct when the material is treated by the dispersion analysis method.